Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* (L.).

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Karl Dening

aus Blumenthal (Unterweser).

Bonner Universitäts-Buchdruckerei Gebr. Scheur, Bonn.

Marburg 1929.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* (L.).

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Karl Dening

aus Blumenthal (Unterweser).

Bonner Universitäts-Buchdruckerei Gebr. Scheur, Bonn.

Marburg 1929.

Als Dissertation angenommen am 18. Oktober 1928.
Berichterstatter: Herr Prof. Dr. P. Claussen.
Tag der mündlichen Prüfung: 28. November 1928.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Die Arbeit erscheint gleichzeitig in den Verhandlungen des Naturh. Vereins der preuss. Rheinlande u. Westfalens. 85. Jahrg. 1928, herausgegeben von Prof. Dr. Zepp, Bonn.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* (L.).

Von **Karl Dening.**

(Mit 52 Textabbildungen und Tafel XI und XII.)

Inhalt.

I. Historisches.
II. Technik.
1. Beschaffung der Sporen.
2. Kulturmethode.
3. Färbemethoden.
III. Beschreibung des Entwicklungsganges.
1. Beobachtungen über Sporenbildung und Reife.
2. Verfolgung der Protonemaentwicklung.
3. Cytologie der Protonemazelle.
4. Die Anastomosen.
5. Brutzellenbildung am Protonema.
6. Entwicklung des männlichen Pflänzchens.
a) Entwicklung des Blattes.
b) Entwicklung des Antheridiums.
c) Rückschlagserscheinungen an männlichen Pflänzchen.
7. Das weibliche Pflänzchen.
a) Entwicklung des Stämmchens.
b) Die Blätter des weiblichen Pflänzchens.
c) Entwicklung der Archegonien.
8. Die Frage des Saprophytismus.
9. Der Ablauf des Entwicklungszyklus in der freien Natur.

I. Historisches.

Die *Buxbaumiaceen* sind bisher eine isolierte Gruppe der Laubmoose geblieben, trotzdem sie infolge ihrer Absonderlichkeiten mehrfach das Ziel von Untersuchungen waren. Die spärliche Kenntnis der Entwicklung des Gametophyten sowohl wie des Sporophyten wird daran wesentlich schuld sein. Wurde doch vom Gametophyten lange nur das nach der Sporogonentwicklung knollenartig gewordene weibliche Stämmchen mit dem ihm anhängenden fadenförmigen Protonema beobachtet. Als erster erblickte dann Gümbel (1854) die männlichen Pflänzchen. In der Tafelerklärung zu seiner Arbeit: „Der Vorkeim" schreibt er: „Tafel XXVIII Figur 21. Der Stock von *Buxbaumia aphylla* mit seinem Schimmelfäden ähnlichen Wurzelfilz a, welcher stellenweise Vorkeimfäden b treibt und nackte kugelige Antheridien trägt." Die Abbildung lässt erkennen, dass Gümbel die männlichen Pflanzen gesehen hat, die er freilich als nackte kugelige Antheridien auffasste. Die Beobachtung blieb unbeachtet. Payer (1868) gibt drei Bilder von männlichen Pflanzen, die er als „plantes à zoothèque" bezeichnet. Die Figuren 851 und 853 stellen jedoch bestimmt weibliche Pflänzchen dar; die Figur 852 bleibt unverständlich. Erst Goebel (1892) erkannte die männlichen Pflänzchen und bildete sie sowohl als auch die weiblichen vorzüglich ab in seiner Arbeit: „Die einfachste Form der Moose." In dieser Arbeit beschäftigt er sich auch mit der Entwicklung der Pflänzchen. Die Protonemaentwicklung streift er nur kurz. Das Material für seine Untersuchungen gewann er durch Sporenaussaat auf sterilisierte Erde von natürlichen Standorten des Mooses. Schon Haberlandt (1886) hatte *Buxbaumia aphylla* aus Sporen gezogen. Er gibt nicht an, auf welchem Substrat. Während er jedoch sein Augenmerk besonders phy-

siologischen Fragen zuwandte, kultivierte P. Janzen (1913) das Moos auf Agar-Agar mit anorganischer Nährlösung, um die Entwicklung des Protonema und der Pflänzchen zu verfolgen, freilich mit nur geringem Erfolg. Er fand jedoch die Pflänzchen später in der Natur und bringt davon gute Abbildungen (1921). Über Funde der weiblichen Pflänzchen in der Natur berichtet auch Grimme (1903), der als erster mehrere Archegonien an ihnen beobachtete.

II. Technik.

1. Beschaffung der Sporen.

Auf Anregung von Herrn Prof. P. Claussen unternahm ich es, die Entwicklung von *Buxbaumia aphylla* von der Spore an zu verfolgen. Erleichtert wurde die Aufgabe durch das verhältnismässig häufige Vorkommen der Art in der näheren Umgebung von Marburg (Lahn). Auf Exkursionen und gelegentlichen Spaziergängen wurde das Moos an folgenden Standorten gefunden:

1. Hangelstein bei Giessen unter *Picea excelsa*,
2. Lahnberge Forstbezirk 131/132 unter *Pinus silvestris*,
3. Steinbrüche westlich Gisselberg zwischen Geröll,
4. Weinstrasse südlich Stümpelkopf Forstbezirk 13, 16, 19, unter *Picea excelsa*,
5. Wannkopf bei Wehrda unter *Pinus strobus*,
6. Rechts am Studentenpfad nach Bauerbach unter *Picea*,
7. Links der Landstrasse kurz vor Wehrda, auf überhängendem Sandsteinfelsen unter *Pinus silvestris*,
8. In der Nähe von Hof Frauenberg zwischen *Calluna vulgaris*,

an den meisten dieser Stellen in drei aufeinanderfolgenden Jahren. Besonders ergiebig zeigten sich bei häufigerem Besuch die Standorte an der Weinstrasse und am Studentenpfad nach Bauerbach.

2. Kulturmethode.

Um die Entwicklung des eigentümlichen Mooses genau verfolgen zu können, nahm ich die Kultur auf durchsichtigem Agar-Agar-Nährboden wieder auf, die v. Ubisch (1913) mit negativem und P. Janzen (1913) mit mässigem Erfolg versucht hatten. Es zeigte sich bei meinen Versuchen, dass das Moos auf Agar-Agar-Nährboden mit Knopscher Nährlösung nicht gedieh. Sporenkeimung und eine gewisse Protonemaentwicklung wurden erzielt, aber nach 4—5 Wochen gingen die Kulturen ein. Es bewährte sich jedoch ein Nährboden, der nach folgendem Verfahren hergestellt wurde: 20 g Agar-

Agar in quadratischen Stangen wurden 24 Stunden in Leitungswasser ausgewaschen und eine halbe Stunde lang mit 1000 ccm anorganischer Nährlösung nach Arthur Meyer (in der von Hugo Fischer abgeänderten Form unter Zusatz von NH_4NO_3) gekocht. Die Nährlösung enthält folgende Salze in den angegebenen Mengen:

KH_2PO_4 = 1,0 g	$CaCl_2 + 6H_2O$ = 0,1 g
NH_4NO_3 = 1,0 g	NaCl = 0,1 g
$MgSO_4 + 7H_2O$ = 0,3 g	$Fe_2Cl_6 + 12H_2O$ = 0,01 g.

Die heisse Mischung wurde dann in zwei 750 ccm fassende runde Kochflaschen gleichmässig verteilt. Darauf wurde der Nährboden in den Kochflaschen, die durch einen Wattestopfen verschlossen wurden, im Dampftopf zweimal je eine halbe Stunde lang sterilisiert. Inzwischen hatte ich im Trockensterilisator genügend Petrischalen von folgenden Ausmassen:

Höhe 2,0 cm, Durchmesser 9,3 cm oder
Höhe 1,3 cm, Durchmesser 7,0 cm

durch Erhitzen auf 120 Grad sterilisiert. Um das lästige Beschlagen der Petrischalendeckel mit Kondenswasser möglichst hintan zu halten, wartete ich mit dem Eingiessen des Nährbodens in die Schalen, bis der Agar sich auf ca. 45 Grad abgekühlt hatte. Das Eingiessen nahm ich dann so vor, dass ich nach Entfernen des Wattestopfens den Hals der Kochflasche unter den angehobenen Deckel der Petrischale schob und die Schale etwa bis zur Höhe von 1 cm mit dem noch flüssigen Nährboden füllte. Durch die Vorsicht, den Deckel nur anzuheben, vermied ich die Infektion. Bei angestellten Proben erwies sich der Nährboden in den Petrischalen als völlig steril. Bei der langen Dauer der Kultur und dem notwendigen häufigen Betrachten musste jedoch früher oder später eine Infektion eintreten. Da sich zeigte, dass die spärlich auftretenden Pilzhyphen den Protonemakulturen keinen Schaden taten, so verzichtete ich schliesslich auf eine völlige Reinkultur in den zur Beobachtung kommenden Petrischalen. In Erlenmeyerkölbchen und Reagenzröhrchen gelang es mir jedoch leicht, Reinkulturen des Protonema nach dem von Goebel (1897) angegebenen Verfahren zu erzielen. Die Aussaat der

Sporen in die Petrischalen wurde folgendermassen vorgenommen: ich öffnete mit einer sterilen Nadel eine *Buxbaumia*-Sporenkapsel über einer geöffneten Petrischale mit dem beschriebenen Nährboden, liess die Sporen auf den Agar fallen und übertrug dann von diesem mit einer sterilen Platinnadel Sporen auf andere Agarplatten durch einfaches Ausstreichen. So konnte eine zu dichte Aussaat der Sporen vermieden werden. Die Kulturen standen während des Sommers an einem Nordfenster, da ich bald die Erfahrung machte, dass direkte Sonne das Protonema im Sommer verbrannte. Als es im Winter unter Lichtmangel zu leiden schien, — es bildeten sich lange dünne Fäden, die dem Licht zustrebten, — wurden die Schalen an ein Westfenster gestellt, wo sie nachmittags von der schwachen Wintersonne erreicht werden konnten. Mit der längeren Dauer der Kultur machte sich allmählich der Wasserverlust des Nährbodens durch Verdunstung bemerkbar. P. Janzen (1913) hatte ihn durch Begiessen seiner Kulturen mit der angewandten Nährlösung auszugleichen versucht. Dies Verfahren führt natürlich bei häufiger Wiederholung zu einer Anreicherung des Nährbodens mit den Nährsalzen und damit zu Misserfolgen. Auch eine Ergänzung des verdampften Wassers durch destilliertes Wasser schien den Kulturen nicht gut zu tun. Ich nahm schliesslich mit gutem Erfolg mehrfach abgekochtes Leitungswasser. Am Rande der Petrischale wurde mit einem sterilen Messer ein Stückchen des Nährbodens herausgeschnitten und in das Loch alle 4—5 Wochen abgekochtes Leitungswasser (2—3 ccm) eingefüllt. Hierbei ist Vorsicht geboten, da sonst leicht der Nährboden mit Algen verseucht wird, die das Protonema überwuchern und das Substrat undurchsichtig machen. Bei der Betrachtung unter dem Mikroskop leiden die Kulturen durch die Berührung mit der trockenen Zimmerluft. Um diese Schädigung zu vermeiden, bedeckte ich die Petrischalen zur Beobachtung mit einer Glasscheibe, die ein Loch für das Objektiv des Mikroskops besass.

Ich begann mit den Kulturversuchen im Dezember 1924 mit Sporenmaterial aus *Buxbaumia*sporogonen, die in unreifem Zustande im November am Frauenberg in der Nähe von Hof

Frauenberg gesammelt und durch Kultur auf dem natürlichen Substrat im geheizten Arbeitszimmer zur Sporenreife gebracht worden waren. Nach einigen Misserfolgen kam ich seit Mai 1925 zu dem bereits geschilderten Kulturverfahren. Mit ihm kann ich die Kulturen, ich möchte sagen, beliebig lange erhalten. Eine Kultur, die am 6. Mai 1925 angelegt wurde, ist noch heute lebend. Zu Vergleichszwecken wurde in gleicher Weise auch *Diphyscium* mit Erfolg kultiviert. P. Janzen (1913) konnte nur das Protonema eine Zeit lang ziehen. Ich erzielte auch die Assimilationskörper und die beblätterten Stämmchen.

3. Färbemethoden.

a) Gut gefärbte Totalpräparate des Protonema stellte ich auf folgende Weise her: Aus den Kulturen ausgestochene Agarblöcke wurden in Chromsäure-Eisessig (Chromsäure 1 g, Eisessig 3 g, dest. Wasser 96 g) fünf Stunden fixiert und bis zum Verschwinden der Chromsäurefärbung des Agars in fliessendem Wasser gewaschen. Die Färbung geschah darauf mit Haemalaun nach P. Mayer. Die Dauer der Einwirkung der Farblösung war verschieden, je nach Alter der verwandten Farblösung von 10 Minuten bis zu 4 Stunden. Das Objekt wurde dann nur kurz in 1%iger Kalialaunlösung differenziert, mit destilliertem Wasser gewaschen und durch langsam ansteigende Alkoholstufen in absoluten Alkohol gebracht. Durch kurzen darauf folgenden Aufenthalt in Nelkenöl erhielten die Agarblöckchen eine Konsistenz, die es erlaubte, die mit Protonema belegte Agarwürfelfläche als dünnen Rasiermesserschnitt zu gewinnen. Dieser Schnitt wurde auf dem Objektträger sorgfältig mit Xylol vom Nelkenöl befreit und dann das Präparat in sehr verdünnten Kanadabalsam gebracht und mit einem Deckgläschen bedeckt. Darauf legte ich das Präparat in eine Petrischale und liess den Kanadabalsam im Laufe von 4—5 Tagen langsam eindicken, das verdunstete Xylol dabei alle 3—4 Stunden durch verdünnten Kanadabalsam ersetzend. Bei der ganzen Operation ist zu beachten, dass das Protonema beständig von Flüssigkeit bedeckt ist, da sonst ein Zusammenfallen der Zellen unvermeidlich eintritt.

b) Um Mikrotomschnitte der Stämmchen zu gewinnen, verfuhr ich wie folgt: Aus den Agarkulturen wurden an Stellen, die mit Stämmchen reich besetzt waren, $^1/_2$ ccm grosse Würfel herausgestochen. Diese fixierte ich, wie oben für das Protonema beschrieben, und überführte dann das Material durch langsam ansteigende Alkoholstufen und Alkohol-Xylol-Gemische in Xylol. Darauf bettete ich in Paraffin vom Schmelzpunkt 52 Grad ein. Die Mikrotomschnitte wurden 5 μ dick angefertigt. Gefärbt wurde mit Haematoxylin-Eisenalaun nach Heidenhain, mit Eosin-Nelkenöl als Gegenfärbung.

III. Beschreibung des Entwicklungsganges.

1. Beobachtungen über die Entwicklung und Reifung der Sporen.

In der freien Natur reifen die Sporen von *Buxbaumia aphylla* nach eigenen Beobachtungen, die mit denen Limprichts (1895) übereinstimmen, Ende April oder Anfang Mai. In Sporogonen, die auf dem natürlichen Substrat unter einer Glasglocke im warmen Arbeitszimmer gehalten wurden, fand jedoch die Sporenbildung erheblich früher statt. Wie bereits erwähnt, erzielte ich so 1924 schon vor Weihnachten reife Sporen. Anfang Februar konnte ich Sporogone, die frisch von draussen geholt, noch das sporogene Gewebe in festem Verbande zeigten, binnen 5 Tagen im Zimmer zur Sporenbildung bringen. In den lebenden Sporen bemerkte ich am 10. 2. 26 kurz nach ihrer Bildung nur ein Öltröpfchen, aber nicht den zweifellos vorhandenen Plastiden, der sich erst mit Haemalaun nachweisen liess. Zwei Tage später enthielten sämtliche Sporen einen einzigen, blassgrünen Chloroplasten neben den Öltröpfchen. In der Folge wachsen die Sporen etwas im Durchmesser. Wenn die natürliche Ablösung des Kapseldeckels erfolgt, besitzen die ausgereiften Sporen drei, vier und mehr Chloroplasten. An ihnen konnte ich weder die Tetradenflächen noch irgendwelche Membranstruktur bemerken. Die Temperatur beeinflusst also den Zeitpunkt der

Sporenbildung offenbar wesentlich. Dadurch erklären sich die Unterschiede in den Angaben des Zeitpunktes der Sporenreife in der Natur bei den verschiedenen Autoren. Gibt doch Grimme (1903) Juni, Limpricht (1895) April bis Mai als Zeit der Sporenreife an.

2. Verfolgung der Entwicklung des Protonema auf dem Agar-Agar-Nährboden.

Die ersten Anzeichen der Keimung der ausgesäten Sporen wurden allgemein am 4. Tage nach der Aussaat beobachtet. Die Sporen beginnen von der Kugelform abzuweichen, werden stumpf-, dann länglich-eiförmig. Eine solche Spore mit dem sich daraus entwickelnden Protonema wurde nunmehr unter dem Mikroskop dauernd beobachtet und mit dem Abbeschen Zeichenapparat in derselben Weise aufgenommen, wie Döpp (1927), Gerhardt (1927), Waldmann (1928) und Jung (1927) die Entwicklung von Farnprothallien zeichneten. Das Verfahren zeigte sich auch für die Verfolgung der Entwicklung eines Moosprotonema durchaus geeignet. Während jedoch die genannten Autoren ihre Farnprothallien durch Kunstgriffe in einer Ebene halten konnten, machte mir schliesslich einesteils das Eindringen von Fäden des Protonema in das Substrat und das Aufrichten von Assimilationsfäden in die Luft hinein, andererseits die viel beträchtlichere Fläche, die das Protonema einnahm, einige Schwierigkeiten. Die Tafel XI und Fig. E der Tafel XII zeigen das Resultat meiner Untersuchungen. Die Aussaat der verfolgten Sporen geschah am 7. 6. 1925. Das Platzen einer Sporenhaut konnte in keinem Fall beobachtet werden. Ich möchte hier auf Leitgeb (1884) hinweisen. Gezeichnet wurden die verschiedenen Stadien zu folgenden Zeiten:

Stadium	Zeit der Aufnahme	Stadium	Zeit der Aufnahme
a	12. 6. morgens,	f	13. 6. abends,
b	12. 6. abends,	g	14. 6. morgens,
c	13. 6. morgens,	h	14. 6. abends,
d	13. 6. mittags,	i	15. 6. morgens,
e	13. 6. nachmittags,	j	15. 6. abends,

Stadium	Zeit der Aufnahme	Stadium	Zeit der Aufnahme
k	16. 6. morgens,	v	20. 6. morgens,
l	16. 6. nachmittags,	w	21. 6. abends,
m	16. 6. abends,	x	22. 6. abends,
n	17. 6. morgens,	y	23. 6. abends,
o	17. 6. nachmittags,	z	24. 6. mittags,
p	17. 6. abends,	A	25. 6. abends,
q	18. 6. morgens,	B	26. 6. abends,
r	18. 6. abends,	C	27. 6. abends,
s	18. 6. abends,	D	28. 6. abends,
t	19. 6. morgens,	E	31. 6. abends.
u	19. 6. abends,		

Die Zahlen 1—20 an den Wänden geben die Aufeinanderfolge der in der Spitzenzelle des linken Hauptfadens auftretenden Querwände an. In Figur b ist bei 1 die erste Wand aufgetreten. Bei d beobachtet man die ersten Anzeichen der Bildung eines zweiten, nach rechts auswachsenden Keimfadens, der sich in der Folge fast ebenso stark entwickelt, wie der links der ursprünglichen Spore gelegene. Die rechts liegende Zelle wächst in den Figuren e—j heran, um sich dann in Figur k zu teilen. Auch weiterhin behält der Faden das Spitzenwachstum bei, wie sich an den Figuren l—y ohne weiteres ablesen lässt. An Figur y wird jedoch zwischen den Wänden 8 und 9 eine neue Wand beobachtet. Bereits die nächste Figur z zeigt unterhalb dieser eingeschobenen Wand die Bildung eines kleinen Buckels. In Figur A ist dieser bereits zu einem einzelligen Seitenzweig herangewachsen. Seitenzweige sind auch früher schon angelegt, so z. B. zwischen Wand 2 und 3 in Figur r, zwischen Wand 3 und 4 in Figur s, zwischen Wand 4 und 5 in Figur v. Alle diese Seitenfäden gehen aus den relativ kurzen, eben nach der Sporenkeimung gebildeten Zellen des Hauptfadens hervor. Mit dem Zunehmen der Zahl der assimilatorisch tätigen Zellen nimmt der Abstand jeder neu auftretenden Querwand von der vorhergehenden beständig zu, wie besonders in der Figur q am linken Hauptfaden oder auch in der Figur w am rechten Hauptfaden gut zu sehen ist. Damit scheint das Auftreten der interkalar ein-

geschobenen Wände bei der Bildung von Seitenzweigen in Zusammenhang zu stehen. Denn das Auftreten interkalar eingeschobener Wände, einer Seitenzweigbildung vorausgehend oder folgend, wird jetzt häufiger beobachtet, wie z. B. in Fig. z zwischen Wand 11 und 12, in Fig. A zwischen Wand 13 und 14. An letzterer Stelle sehen wir sogar in Fig. B zwischen Wand 13 und 14 noch eine weitere eingeschobene Wand auftreten. Die Zelle zwischen Wand 13 und 14 war viereinhalb mal so lang als die erste Zelle des Fadens zwischen Wand 1 und 2.

Ein Teil der Seitenäste drang von Figur C ab langsam absteigend in das durchsichtige Substrat ein, u. a. die beiden in Figur C bei Wand 11 nach rechts abgehenden Seitenfäden und der nach links unten gehende, bei Wand 5 entspringende Seitenfaden. Diese Fäden unterschieden sich zunächst nicht merklich von den auf dem Substrat liegenden. Höchstens konnte ein etwas geringerer Chlorophyllgehalt konstatiert werden. Allmählich entzogen sich diese Fäden, tiefer und tiefer ins Substrat hinabsteigend, der Beobachtung. In 3—4 Monate alten Kulturen zeigt sich, dass diese im Substrat wuchernden Fäden sich durch starke Schrägstellung ihrer Querwände und völligen Chlorophyllmangel von den über der Oberfläche des Agar sich befindenden Fäden unterscheiden. Auch in die Luft hinaus, parallel zum Lichteinfall, entsendet nun der Hauptfaden Seitenfäden. Den ersten solchen Assimilationsfaden, in der Zeichnung als Kreis sichtbar, beobachtet man in Figur x zwischen Wand 7 und 8. Diese Fäden werden von jetzt ab immer häufiger. In der Nähe der ursprünglichen Sporenzelle beginnend, entstehen sie schliesslich fast aus jeder Zelle des Hauptfadens und der dem Substrat aufliegenden Seitenfäden, allmählich den Spitzenzellen der dem Agar aufliegenden Fäden nachrückend. Sie werden in 2—3 Monate alten Kulturen etwa 6—7 Zellen lang und können auch kurze Seitenzweige bilden, sodass kleine Protonemabäumchen entstehen. Zeichnerisch war die Wiedergabe dieser mehr oder weniger senkrecht zum Substrat stehenden Gebilde nicht gut möglich. Da sie ausserdem durch ihre Dichte bald die Haupt-

fäden der Sicht entzogen, so wurde die Aufnahme des Protonema mit dem Zeichenapparat abgebrochen, als sich bei Figur E bei + und * die ersten Anastomosen gebildet hatten. Ein Bild von dem späteren Aussehen eines solchen mit zahlreichen Assimilationsfäden ausgerüsteten Buxbaumia-Protonema gibt das beigefügte Mikrophotogramm einer zweieinhalb Monate alten Kultur Tafel XII, Figur F.

Noch später freilich bot sich wiederum ein anderes Bild. Die aus den Sporen hervorgegangenen Einzelprotonemata berührten sich gegenseitig auf dem Substrat und verfilzten sich völlig miteinander. Nach etwa neun Monaten waren die Agarschalen von einem dichten, sattgrünen Filz überzogen. Vielfach bildeten sich nun lange Fäden, die, über den geschilderten Assimilationsfäden und Protonemabäumchen liegend, über diesen noch ein dichtes neues Netz woben. — Das Wachstum der Einzelprotonemata ist ganz beträchtlich. Kulturen, die aus isolierten Sporen oder durch Anzucht aus Stecklingen kurzer Protonemastückchen hergestellt wurden, erreichten einen Durchmesser von $4^1/_2$, 5 und $5^1/_2$ cm nach sechs Monaten. Dabei lag die Ausgangsstelle der Kultur, die Spore oder der Protonemasteckling, immer etwa annähernd im Mittelpunkt des mehr oder weniger kreisförmigen Bezirks, den das Protonema überzogen hatte. Die Randpartien dieser Kulturen besassen auch weiterhin noch ein starkes Ausdehnungsbestreben. Eine Flucht vor dem Licht, wie Janzen (1913) sie glaubt konstatieren zu müssen, war unter den Bedingungen (siehe oben), die ich den Kulturen bot, nicht zu beobachten. Auch die ersten Keimschläuche der Sporen zeigten keine ausgesprochene Neigung, ins Dunkle zu gelangen, sondern brachen vielmehr nach sehr verschiedenen, in keiner Beziehung zum Licht stehenden Richtungen aus den Sporen hervor. Auch später wuchsen diese Keimschläuche nicht merklich dem Fenster zu oder von diesem fort. Nur dem direkten Sonnenlicht ausgesetzte Sporenkeimlinge wandten sich vom Licht ab. Im Winter zeigten die kurzen Assimilationsfäden am Nordfenster sogar durch Etiolement und Hinwenden zum Fenster deutlich ihren Lichthunger. — Die Farbe des *Bux-*

baumia-Protonema wird in vielen Moosfloren als bräunlich bezeichnet. Weder in der Natur noch in meinen Kulturen habe ich diese Farbe jemals beobachtet. Das Protonema zeigte immer ein sattes, frisches Grün.

3. Cytologie der Protonemazelle.

(Herstellung der Präparate siehe Abschn. II, 3a.)

Die Protonemazellen besitzen wandständiges Cytoplasma. Ihr Kern ist etwa in der Mitte der Zelle an Plasmafäden aufgehängt. Gewöhnlich ist er länglich-eiförmig gestaltet (Fig. 1).

1

2

Fig. 1 und 2.
Anastomosen am *Buxbaumia*-Protonema.
Vergr. 1000 : 1.

Gelegentlich fand ich jedoch auch ausserordentlich langgestreckte, an den Enden zugespitzte Kerne (Fig. 2). Die Kerne zeigten 1—5 Nukleolen, die runden ein feines, die langgestreckten ein etwas derberes Chromatinnetz. Mitosen fand ich in den Spitzenzellen der Fäden. Sie waren auffallend langgestreckt. Die Reorganisation der Tochterkerne scheint sehr

schnell von statten zu gehen. Noch bevor die neue Wand völlig ausgespannt ist, findet man die Kerne wieder im Ruhezustand, während die Spindelfasern noch an der Primärlamelle haften. In wandständigem Cytoplasma liegen zahlreiche Plastiden, in den Zellen der auf dem Substrat liegenden Fäden und der Assimilationsfäden etwa 10—20, in denjenigen der rhizoidartigen im Substrat verlaufenden Fäden etwas weniger. Die Plastiden sind ziemlich gleichmässig verteilt, sowohl auf der dem Substrat zugekehrten, als auch auf der von diesem abgewandten Seite der Zelle. Ich konnte in ihnen keine Stärke nachweisen. Auch Reaktionen auf Zucker fielen negativ aus. Die grosse Vakuole enthält Öl als Reservestoff in kleineren oder grösseren Tröpfchen. Das Öl war mit Sudanglyzerin leicht festzustellen.

4. Die Anastomosen.

Die Spitzenzelle eines Protonemafadens von *Buxbaumia aphylla* hat die Fähigkeit, beim Auftreffen auf eine Zelle eines anderen Fadens mit dieser einen Verbindungskanal zu bilden unter Auflösung der Membranen zwischen beiden Zellen. Diese Erscheinung der Anastomosenbildung am *Buxbaumia*-Protonema beobachtete zuerst Haberlandt (1897), der physiologische Erörterungen an seine Beobachtung knüpft, unter Hinweis auf die ähnliche Erscheinung bei Pilzmyzelien. — Die Bildung einer Anastomose geht innerhalb von wenigen Stunden vor sich. Da nur ein Bruchteil der Spitzenzellen derjenigen Protonemafäden, die überhaupt einen anderen Faden berühren, mit diesem auch eine Anastomose bilden, so wurde die Beobachtung der Bildung eines solchen Verbindungskanals im lebenden Zustand häufig verpasst. Aber auch wo sie gelang, war bei der relativ schwachen Vergrösserung und dem Arbeiten ohne Deckgläschen wenig Bemerkenswertes zu sehen. Bessere Beobachtungsmöglichkeit boten gefärbte Präparate von etwa zwei Monate alten Kulturen. (Herstellung siehe Abschnitt II, 3a.) In ihnen fand ich verschiedene Bildungsstadien der Anastomosen, die mir einen gewissen Aufschluss über den Hergang ihrer Entstehung gaben. Zu Beginn der Berührung

beider Fäden scheint die Spitzenzelle, die auf die Zelle eines zweiten Fadens auftrifft, in der Wand dieser Zelle nur eine kleine Delle zu erzeugen. Es tritt dabei eine Verklebung beider Zellen ein. Nun wandert der Kern der Spitzenzelle zunächst in die Nähe der Spitze. Darauf scheint die Wand der anderen Zelle an der Berührungsstelle aufgelöst zu werden. Schliesslich entsteht in der Membran der Spitzenzelle eine Öffnung, die grösser und grösser wird. Die Membran erscheint nun an der Verbindungsstelle völlig homogen. Der Prozess der Verschmelzung der Membranen beider Zellen konnte nicht beobachtet werden. — Ich habe nach Vorstehendem den Eindruck, dass die Spitzenzelle der allein aktive Teil bei der Anastomosenbildung ist, während sich die andere Zelle passiv verhält. Die Figur 1 und Figur 2 geben fertige Anastomosen wieder. Figur 1 zeigt dabei die normale rundliche Form der Kerne, während Figur 2 die erwähnten stark langgestreckten aufweist. Ein Ringwulst der Spitzenzellenmembran, in der Figur 2, die einen optischen Schnitt wiedergibt, als beiderseitiger Wandvorsprung sichtbar, wurde nur in diesem Fall beobachtet und blieb ungeklärt. In allen anastomosierenden Zellen meiner Präparate waren immer beide Kerne erhalten. Sie hatten auch nach der Anastomosenbildung ihre alte Lage beibehalten, wie aus Figur 1 ersichtlich. Nur in einem Fall beobachtete ich, dass der Kern der Spitzenzelle in den anderen Faden eingewandert war und neben dem Kern der anderen Zelle lag. Die Figur 2 beweist, dass auch die Chloroplasten gelegentlich in die andere Zelle treten können, wie ich auch besonders am lebenden Material beobachten konnte. An dieser Stelle möchte ich erwähnen, dass ich Zellen mit zwei Kernen auch im Fuss vieler älterer Entwicklungsstadien des Sporogons fand. Diese Doppelkernigkeit könnte vielleicht auch durch Auflösung der Membran zwischen zwei Zellen zu erklären sein. Am lebenden Material machte ich die Beobachtung, dass nicht nur Fäden, die aus einer Spore hervorgehen, miteinander Anastomosen bilden, sondern auch solche aus verschiedenen Sporen. In einem Falle sah ich drei Sporenkeimlinge durch Anastomosen miteinander in Verbindung treten.

Die Anastomosenbildungen der Pilze zeigen manches, was an die Anastomosenbildung der Buxbaumiaceen erinnert, so dass ich an dieser Stelle auf eine neuere Arbeit von Laibach (1928) über Zellfusionen bei Pilzen hinweisen möchte.

5. Brutzellenbildung am Protonema.

Die vegetative Vermehrung durch Brutzellen ist unter den Laubmoosen, wie Correns (1899) nachweist, eine häufige Erscheinung. Bisher von früheren Untersuchern noch nicht beobachtet ist die Fähigkeit des *Buxbaumia*-Protonema, Brutzellen zu bilden. Ich beobachtete die Brutzellenbildung an meinen Protonemakulturen gewöhnlich, wenn sie etwa 3—4 Monate alt waren. Der Vorgang spielte sich in folgender Weise ab: Dem Agar-Agar anliegende Fäden zeigten sich in ihren zylindrisch geformten Zellen zunächst besonders stark angefüllt mit Chloroplasten. Dann begann ein Anschwellen der Zellen in der Mitte, so dass an der Stelle der Querwände eine zunächst sanfte, später immer stärker werdende Einschnürung des Fadens bemerkbar wurde. Hatten die Einzelzellen etwa Eiform erreicht, so lösten sich die Zellen des Fadens infolge ihres Abrundungsbestrebens voneinander los. Sie lagen dann isoliert auf dem Substrat. Die Abrundung ging dann weiter bis zur völligen Kugelform. Schliesslich verdickte sich die Membran etwas. Die Brutzelle war stark mit Chloroplasten angefüllt und ihre Vakuole zeigte gewöhnlich einen oder mehrere Öltröpfchen von relativ beträchtlicher Grösse. Die Abrundung der Zellen zu Brutzellen pflegte an der Spitze des Fadens zu beginnen und immer weiter zurückliegende Zellen des Fadens zu ergreifen. Manchmal schritten nur wenige Zellfäden einer Kultur zur Brutzellenbildung. Gelegentlich zeigten aber auch ganze Kulturen die Neigung, in Brutzellen zu zerfallen. Gegen Trockenheit schienen sie erheblich widerstandsfähiger zu sein, als die im vegetativen Zustand befindlichen Fäden. In Kulturen, die mehrere Monate hindurch nicht begossen waren, zeigten sich die Brutknospen noch lebend und keimfähig. Sobald die Kultur gewässert wurde, keimten sie zu einem normalen Protonema aus. Das Mikrophotogramm

Tafel XII, Figur G zeigt solche Brutzellen, die bereits lange Keimfäden gebildet haben. An der Lage der Brutzellen ist noch deutlich zu erkennen, dass sie ursprünglich aus einem Faden entstanden. Die Spitze dieses Fadens liegt im Bilde links, rechts sind noch vier Zellen sichtbar, die die erwähnte Eiform erreicht, sich aber noch nicht voneinander gelöst haben. Im Mittel von 50 Messungen betrug die Grösse der Brutzellen 31,6 μ. Dabei wies die grösste gemessene Brutzelle einen Durchmesser von 42 μ, die kleinste einen solchen von 27 μ auf. Das Mikrophotogramm zeigt die Brutzellen in der Lage, wie sie gebildet wurden, da ich vermied, die Oberfläche des Substrats zu befeuchten, die Brutzellen also nicht fortgeschwemmt wurden, wie das in der Natur bei Regengüssen zweifellos der Fall ist. Dass durch Fortschwemmen der Brutzellen eine Verbreitung über grössere Flächen stattfinden kann, bewiesen mir besonders einige Einzelkulturen, die sich zum Zweck der Reinkultur in Erlenmeyerkölbchen und Reagenzgläschen befanden. Nach dem Begiessen mit sterilem Wasser entwickelten sich nach einiger Zeit zahlreiche, weit von der Stelle der ursprünglichen Kultur gelegene Einzelprotonemata.

6. Entwicklung des männlichen Pflänzchens.

a) Entwicklung des Blattes.

In seinen Archegoniatenstudien I fasst K. Goebel (1892) das Ergebnis seiner Untersuchung der von ihm aufgefundenen Sexualpflänzchen der *Buxbaumien* so zusammen: „Nach den angeführten Tatsachen kann ich in *Buxbaumia* nicht einen reduzierten, sondern einen auf niedrigem Entwicklungsgrad stehen gebliebenen Moostypus erblicken. Ausser allgemein morphologischen Gründen sprechen dafür auch namentlich die folgenden:

1. Die Sexualpflanzen zeigen deutlicher als bei anderen Moosen, dass sie nichts sind als modifizierte Protonemaäste.
2. Die Entwicklung der Blätter weicht bezüglich der Zellanordnung ab von der der übrigen Moose.

3. Ebenso ist die Gestaltung der Antheridien eine andere, mehr dem Lebermoostypus folgende.
4. Auch die Gestaltung des Sporogons nähert sich bei *Diphyscium* mehr der Gestalt der archaistischen Moostypen *Sphagnum*, *Andreaea*, während *Buxbaumia*, dessen Geschlechtsgeneration sehr einfach gestaltet ist, durch den Besitz einer wohlentwickelten Seta eine höhere Gliederung erreicht hat.

Dass der Gametophyt von *Diphyscium* morphologisch und entwicklungsgeschichtlich völlig auf der Höhe der übrigen *Bryales* steht, davon überzeugten mich bald erfolgreiche Kulturen dieses Mooses auf Agar und Verfolgung der Entwicklungsgeschichte des Stämmchens und der Sexualorgane an Hand von Mikrotomschnitten. Insbesondere stellte ich fest, dass die Blättchen vom Beginn ihrer Bildung ab mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen, was Goebel in seiner angeführten Arbeit zweifelhaft liess. Die Primitivität des *Buxbaumia*-Gametophyten erschien mir umso zweifelhafter, als dieser eine Aufgabe der Assimilationsfunktion der Blättchen zeigt, zugunsten der Funktion des Schutzes der Sexualorgane. Das Protonema besorgt allein die Assimilation. Es liegt also eine Differenzierung in Assimilations- und Schutzorgane in anderer Art vor, wie sie andere Moose besitzen, deren Perichaetialblätter neben dem Schutz der Sexualorgane auch noch der Assimilation dienen. Eine Differenzierung wie die vorliegende möchte ich eher als ein abgeleitetes Merkmal deuten. Zudem zeigten Funde von Grimme (1903), dass die weiblichen Sexualpflänzchen von *Buxbaumia aphylla* nicht nur ein Archegon, sondern in der Regel mehrere hervorbringen, zwischen denen auch Paraphysen stehen. Dies macht sie den anderen Moosen sehr ähnlich, wenn man von der Chlorophyllosigkeit der Blättchen absieht. — Alles das schien mir eine eingehendere Untersuchung der Entwicklung der Sexualpflanzen, als sie Goebel anlässlich seiner Entdeckung der männlichen Pflänzchen ausführen konnte, wünschenswert zu machen. Dazu bot sich die Gelegenheit, als Mitte August 1926 in Kulturen, die genau ein Jahr alt waren, die Sexualpflänzchen meines

Mooses zahlreich aufzutreten begannen. Unter dem Binokular aus den Kulturen entnommene junge Stämmchen zeigten unter dem Mikroskop beim Betrachten der konvexen Seite des Blättchens Bilder, wie die Figur 3, 4 und 5. Hier ist deutlich Segmentierung durch eine zweischneidige Scheitelzelle sichtbar. In der Zeichnung habe ich die Segmentwände durch stärkere Linien besonders herausgehoben. Von dem ältesten in Figur 5 dargestellten Pflänzchen, dessen Membranen noch völlig ungebräunt waren, gelang mir die Herstellung eines Glyzerin-Gelatine-Dauerpräparats, das das Blatt in der ge-

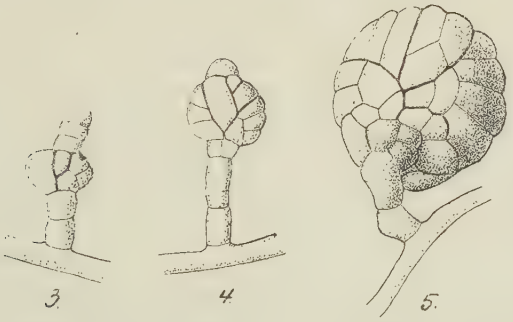


Fig. 3, 4, 5. Entwicklung des Blattes männlicher Pflänzchen. Vergr. 325 : 1.

zeichneten Lage sehen lässt. Die in der Zeichnung dicker ausgezogenen Segmentwände treten in diesem Präparat durch ihre etwas grössere Dicke tatsächlich hervor. Goebel fand (1892, Tafel XI, Fig. 19 A und B) die Zellanordnung im jungen Blatt der männlichen Pflänzchen von *Buxbaumia indusiata* abweichend von der der übrigen Bryineen. Junge Sexualpflänzchen dieses Mooses standen mir leider nicht zur Verfügung. Das Wachstum des Blattes mit zweischneidiger Scheitelzelle konnte ich auch am lebenden Objekt in einer meiner Kulturen wenigstens eine Zeit lang verfolgen, als ich nach vielen Bemühungen endlich ein Pflänzchen in geeigneter Lage gefunden hatte, das sich nicht durch Wachstumsbewegungen oder durch Umlegen zu sehr in seiner Lage änderte. Die Figuren 6, 7, 8, 9 lassen dieses Pflänzchen in der Ansicht schräg von oben auf die konvexe Seite des Blättchens erkennen. Die optische Achse des Mikroskops lag also etwa

in der Richtung des Pfeils bei Figur 15, die ein entsprechendes Entwicklungsstadium in Seitenansicht gibt. Mit dem Zeichenapparat aufgenommen, wurden die Stadien zu folgenden Zeiten:

Figur 6, am 23. 1. 1927, 18^{30} Uhr
„ 7, „ 24. 1. 1927, 8^{30} „
„ 8, „ 24. 1. 1927, 17^{30} „
„ 9, „ 24. 1. 1927, 20^{30} „

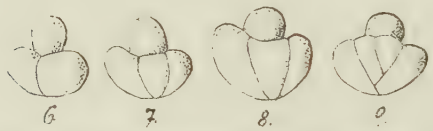


Fig. 6, 7, 8, 9. Entwicklung des Blattes männl. Pflänzchen. Vergr. 325 : 1.

In Figur 6 tritt die erste Wand in der Blattanlage auf. 14 Stunden später (Fig. 7) ist die Scheitelzelle bereits angelegt, und das Blatt beginnt konvex-konkav zu werden. 8 Stunden darauf (Fig. 8) erscheint die Scheitelzelle stark herangewachsen. Auch die beiden ersten Segmente haben an Grösse zugenommen, so dass eine schwache Scheitelbucht entsteht. Drei Stunden später bildet sich (Fig. 9) in der Scheitelzelle eine neue Segmentwand. Leider hatte sich in Figur 9 die Lage des Pflänzchens etwas geändert; das Pflänzchen ist noch steiler von oben gesehen. In der Folge wurde die Lage so ungünstig, dass ich die weitere Beobachtung aufgab. In einer Ansicht von der Seite gelang es mir jedoch, die Entwicklung eines männlichen Pflänzchens vom dreizelligen Stadium an bis zum Wachstumsende am lebenden Objekt zu verfolgen. Die Zeiten, an denen die Aufnahmen erfolgten, mögen aus folgender Tabelle entnommen werden:

Figur 10,	11. 2. 27,	17 Uhr	Figur 17,	14. 2. 27,	8 Uhr
„ 11,	11. 2. 27,	21^{30} „	„ 18,	14. 2. 27,	14 „
„ 12,	12. 2. 27,	10 „	„ 19,	14. 2. 27,	24 „
„ 13,	12. 2. 27,	14^{30} „	„ 20,	15. 2. 27,	9 „
„ 14,	12. 2. 27,	22^{30} „	„ 21,	15. 2. 27,	15 „
„ 15,	13. 2. 27,	12 „	„ 22,	15. 2. 27,	19^{30} „
„ 16,	13. 2. 27,	23 „	„ 23,	16. 2. 27,	14^{30} „

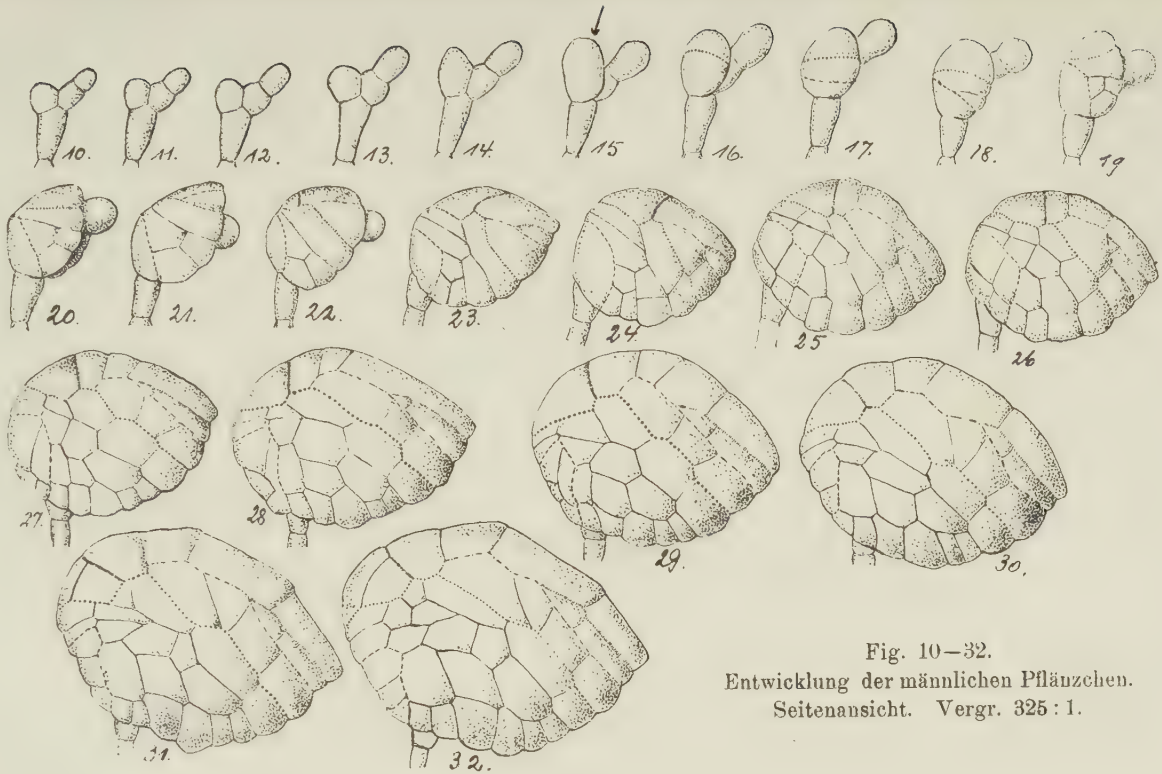


Fig. 10—32.
Entwicklung der männlichen Pflänzchen.
Seitenansicht. Vergr. 325 : 1.

Figur	24,	16. 2. 27,	24	Uhr	Figur	30,	19. 2. 27, 15 Uhr
„	25,	17. 2. 27,	9	„	„	31,	19. 2. 27, 24 „
„	26,	17. 2. 27,	13^{30}	„	„	32,	20. 2. 27, 22 „
„	27,	17. 2. 27,	23^{30}	„	„	33,	23. 2. 27, 23 „
„	28,	18. 2. 27,	15	„	„	34,	25. 2. 27, 23 „
„	29,	18. 2. 27,	23^{30}	„			

Die Entwicklung bis zum Stadium von Figur 10 verläuft normalerweise so, wie Goebel sie schildert. Am Chloronema bildet sich ein kurzer, mehr oder weniger senkrecht zum Substrat stehender Seitenzweig, der meist zwei Zellen lang wird. Die untere der beiden Zellen teilt sich so, dass die neue Wand schräg auf die Querwand zwischen beiden Zellen und die Aussenwand der unteren Zelle auftrifft. Aus der kleineren der beiden Tochterzellen, in der Figur 10 links oben, geht das Blatt hervor, während die Spitzenzelle des Fadens, in der Zeichnung rechts gelegen, zum Antheridienstiel und zum Antheridium heranwächst. In Figur 10 ist die Antheridienanlage bereits zweizellig. Die Figuren 10—13 zeigen, dass das junge Pflänzchen zunächst in allen seinen Zellen wächst. Bei Figur 14 nimmt die Zelle, die das Blatt liefert, eine etwas andere Form an. Hier ist offenbar in der Blattanlage bereits eine Zellteilung vor sich gegangen, denn in Figur 15 erscheint das junge Blatt schon etwas konvex-konkav, sein rechter Rand verdeckt hier bereits zum Teil die Ansatzstelle des Blättchens. In Figur 16 tritt die punktiert gezeichnete Wand auf, die schräg nach unten laufend auf die erste in der Blattanlage aufgetretene Wand auftreffen muss, nach dem Bilde zu urteilen, das das Blatt in den Figuren 3, 4 und 5 bot. Das sichtbare Segment wird durch eine Wand, in Figur 17 gestrichelt gezeichnet, aufgeteilt. Es wächst stark heran. Immer stärker konvex-konkav werdend, verdeckt das Blättchen schon einen grossen Teil der Antheridienanlage in Figur 18, 19 und 20. Diese Figuren bringen weitere Aufteilungen des sichtbaren Segments. Die Figur 20 gestattet infolge einer geringen Lageänderung des Pflänzchens, den hinten liegenden Rand des Blattes zu sehen. Auf der dem Beschauer abgekehrten Seite des Blattes tritt in diesem Stadium eine Segmentwand auf,

die hier infolge der ungünstigen Lage des Pflänzchens in der Zeichnung nicht wiedergegeben werden konnte. Erst in Figur 22 wird diese Wand (quergestrichelter Längsstrich) durch abermalige Lageänderung des Pflänzchens in der Zeichnung sichtbar. In Figur 21 wird wiederum ein neues Segment gebildet. Die neue Wand (—·—) müsste eigentlich auf die letzte Segmentwand (hier noch auf der dem Beschauer abgekehrten Seite liegend) auftreffen. Sie setzt jedoch auf die mit . . . . bezeichnete Wand auf. Es liegt hier also derselbe Fall vor, wie in Figur 5, wo die letzte Segmentwand auch nicht auf die vorletzte, sondern auf die drittletzte Segmentwand auftrifft. In Figur 22 tritt schon eine weitere Segmentwand auf, und die Scheitelzelle ist nun ganz sichtbar. In den Figuren 23 und 24 ist Aufteilung der Segmente durch perikline

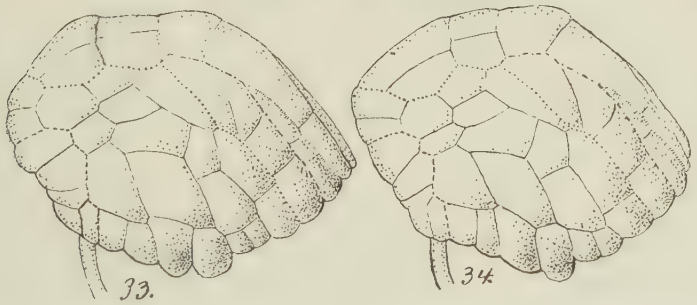


Fig. 33 und 34. Entwicklung männlicher Pflänzchen, Seitenansicht. Vergr. 325 : 1.

und antikline Wände zu beobachten. In Figur 25 erfolgt die Aufteilung der Scheitelzelle. In den Figuren 26, 27, 28, 29 geht dann weiteres Wachstum der Zellen und weitere Aufteilung der Segmente vor sich. Bis zum Stadium der Figur 29 sind die Membranen des Blattes völlig glashell durchscheinend. Die Zellen des Blattes enthalten zahlreiche, sehr kleine Leukoplasten, die sich an anderen jungen Pflänzchen leicht nachweisen liessen. Die Zellenmembranen sind durch den Turgor der Zellen straff gespannt. Im auffallenden Licht betrachtet, zeigen die einzelnen vorgebuckelten Zellaussenwände lebhafte Glanzlichter. In Figur 30, also am 8. Tage der Beobachtung,

begann die Braunfärbung der Membranen des Blättchens. Zunächst verfärbte sich die Membran der vorderen der Abkömmlinge der Scheitelzelle, die nun ihr weiteres Wachstum einstellte. Die Braunfärbung schritt von der Scheitelzellgegend aus allmählich nach hinten und seitlich fort. Alle Zellen, die der Braunfärbung der Membran verfielen, stellten ihr Wachstum ein. Die Zellen nahe der Insertionsstelle des Blattes streckten sich inzwischen noch, bis auch sie von der Membranverfärbung ergriffen wurden. In Figur 34 ist dies eingetreten. Das Wachstum des Blattes war damit abgeschlossen, weitere Beobachtungen zeigten keine Änderungen mehr. Ausgewachsene männliche Pflänzchen massen im Mittel von 50 Messungen 172 μ, dabei war das kleinste 140 μ, das grösste 204 μ gross.

b) Die Entwicklung des Antheridiums.

Durch ihre fast kugelige Form unterscheiden sich die Antheridien von *Buxbaumia* so wesentlich von denen des gewöhnlichen *Bryineen*typs, dass man nach der äusseren Form eher glauben möchte, man habe ein Lebermoosantheridium vor sich. Goebel (1892) führt ja auch diese Form als einen Grund an für die Meinung, *Buxbaumia* sei ein auf primitiver Stufe stehengebliebenes Moos. Mich interessierte besonders die Frage: Unterscheiden sich die Antheridien ausser durch ihre äussere Form auch durch die Entwicklung von denen der übrigen Moose? — Den Beginn der Antheridienentwicklung zeigen am besten die Figuren 10—16. Es ergibt sich hier, dass die Antheridienanlage zunächst als ein Faden mit Spitzenwachstum entsteht. Die Spitzenzelle erscheint stark angeschwollen. Das Wachstum des Blattes verhindert die weitere Verfolgung der Antheridienentwicklung an der lebenden Pflanze. Ein Pflänzchen, das sich etwa im Entwicklungszustand der Figur 30 befand, bilde ich, um die spätere Lage des Antheridiums klarzustellen, in Figur 35 im totalen Zustand, dasselbe Pflänzchen in Figur 36 mit fortgeschnittener Vorderhälfte des Blattes ab. Man sieht, dass die Antheridienanlage eine starke Krümmung erfahren hat. Aus der fadenförmigen Anlage sind hier sechs gedrungene Zellen (in anderen Fällen sieben oder

acht) entstanden, auf denen bereits ein Zellkörper durch die Segmentierung einer zweischneidigen Scheitelzelle gebildet wurde. Da Totalpräparate älterer Entwicklungsstadien die Aufteilung der Segmente des Antheridiums nicht genügend erkennen lassen, stellte ich diese Aufteilungsvorgänge an Hand von Mikrotomschnitten dar (Herstellung siehe Abschn. II, 3b). In Figur 37 sind die älteren Segmente bereits aufgeteilt, die beiden jüngsten dagegen noch nicht. Die innere, punktiert gezeichnete Partie, die das spermatogene Gewebe darstellt, hebt sich im Präparat durch ihre intensivere Färbung deut-

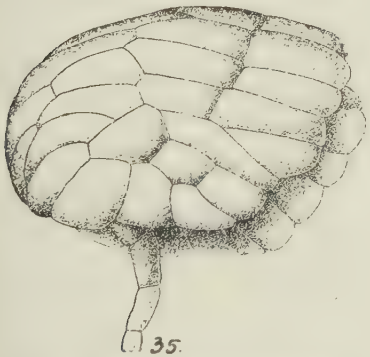


Fig. 35. Männliches Pflänzchen, 8 Tage alt, Membran noch nicht gebräunt. Vergr. 325 : 1.

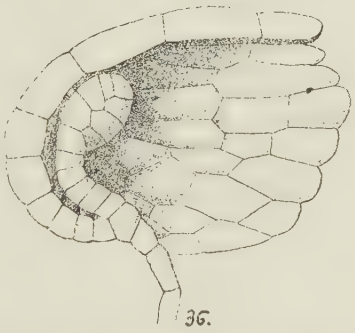


Fig. 36. Dasselbe Pflänzchen wie Fig. 35, jedoch eine Blatthälfte fortpräpariert. Vergr. 325 : 1.

lich ab von einer Wandschicht. In diese sind in diesem Fall, ebenso wie in Figur 39, die beiden ältesten Segmente, — begrenzt in der Zeichnung durch eine quergestrichelte Linie am ersten Segment, durch eine punktierte am zweiten Segment — hineingezogen, ohne am fertilen Teil des Antheridiums beteiligt zu sein. Die jüngste Aufteilungswand eines Segments beobachten wir in Segment sechs (Fig. 37), das begrenzt ist von den Segmentwänden, die in der Zeichnung gekennzeichnet sind durch —.—, quergestrichelter Längsstrich und . .—. In diesem Segment ist also die Trennung von fertilem Segmentteil und sterilem Wandteil gerade vor sich gegangen. Ein Schnitt durch das Antheridium, der die Bildung der Wandschicht erkennen lässt, muss, wie aus Figur 37 zu ersehen

mit der langen Achse des Antheridiums einen Winkel von etwa 45 Grad bilden, also senkrecht zur Papierebene durch die Punkte A und B gehen. Einen solchen Schnitt gibt Figur 37a wieder. Das Segment, das in der Zeichnung unterhalb der mit quergestricheltem Längsstrich gezeichneten Segmentwand liegt, ist aufgeteilt durch eine Wand a-e-b. Auf diese Wand ist die Wand d-e aufgetroffen und hat die erste Wand in e geknickt. Der innere, fertile Segmentteil ist hier noch einzellig. Der Kern ist eingezeichnet, er liegt noch nahe der zuletzt gebildeten Wand d-e. In dem in der Figur oberen Segment ist dieser innere, fertile Segmentteil schon durch eine Wand h-i aufgeteilt. Der Schnitt Figur 37b zeigt die entsprechende Wand auch in dem unteren Segment. Dann treten gewöhnlich Wände auf, wie die Wand m-n in dem von - - - -, ... und Querstrichelung umgrenzten dritten Segment des Antheridiumlängsschnittes Figur 38. Darauf setzen sich dann Wände wie o-p in demselben Segment. Um die Segmentaufteilung räumlich klar darzustellen, habe ich noch das Schema Figur 40 entworfen. In dem mit dünner Linie schematisch dargestellten Segment tritt zunächst die mit starkem Strich begrenzte Wand auf, die der Wand a-e-b der Figur 37a entspricht. Darauf bildet sich die gestrichelt gezeichnete Wand, die der Wand d-e in Figur 37a gleichwertig ist. Das Segment ist so in zwei Aussenzellen und eine Innenzelle zerlegt. Diese Innenzelle teilt sich durch die mit . . . dargestellte Wand. In beiden Tochterzellen treten Wände auf, wie die mit .— begrenzte. Im Schema wurde diese Wand nur in der vorderen Tochterzelle gezeichnet, um die Übersichtlichkeit nicht zu stören. Schliesslich tritt noch die quergestrichelt umgrenzte Wand auf, entsprechend der Wand o-p der Figur 38. Aus Figur 37 und Figur 39 geht also hervor, dass die ersten Segmente, die von der zweischneidigen Scheitelzelle gebildet werden, steril bleiben und nur an der Wandbildung beteiligt sein können. In Figur 39 ist sogar bereits ein Teil des Stiels von der Scheitelzelle aufgebaut. Das Schicksal der Scheitelzelle lassen die Längsschnitte Figur 38 und 39 gut erkennen. Das in Fig. 37 dargestellte Antheridium besitzt eine Scheitel-

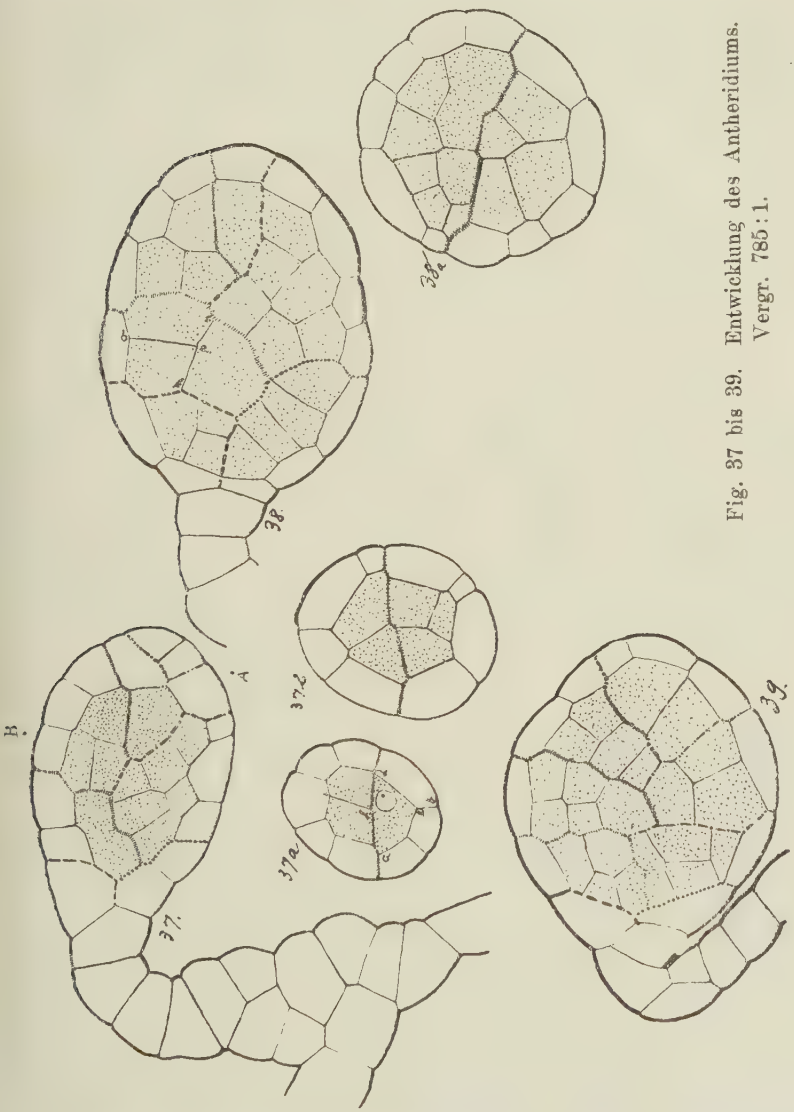


Fig. 37 bis 39. Entwicklung des Antheridiums. Vergr. 785 : 1.

zelle, neben der noch zwei unaufgeteilte Segmente liegen. In Figur 38 hat sich jedoch bereits eine perikline Wand in der Scheitelzelle gebildet, die dadurch in eine fertile Innenzelle und eine sterile Wandzelle (in Fig. 39 auch ihrerseits auf-

geteilt) zerlegt ist. Diese Aufteilung der Scheitelzelle stellt eine Abweichung von dem gewöhnlichen Gang der Antheridienentwicklung der Musci dar, wie ihn Leitgeb (1868) zuerst an *Fontinalis* klarstellte, C. Müller-Berol. (1924) für *Atrichum undulatum* abbildete und ich selbst an Präparaten von *Mnium hornum* beobachten konnte. Hier bleiben nämlich im Gegensatz zu *Buxbaumia* die beiden letzten Segmente und die Scheitelzelle steril, um einen Öffnungsmechanismus zu liefern (Goebel 1898). Eine weitere Abweichung von gewöhnlichen Bryineen-Antheridium liegt darin, dass eine Längs-

Fig. 41. Männliches Pflänzchen mit 2 Antheridien. Vergr. 325 : 1.
Fig. 42. Männliches Pflänzchen mit 2 Blättern. Vergr. 325 : 1.

streckung der Segmente in der Richtung der Achse des Antheridiums bei *Buxbaumia* unterbleibt. Dies allein bedingt die kugelige Form des Antheridiums, denn seine 5—8 Segmente würden bei Streckung in der Längsrichtung, wie sie die 10—15 Segmente der übrigen *Bryineen* erfahren, ebenfalls ein längliches Gebilde ergeben.

c) Rückschlagserscheinungen an männlichen Pflänzchen.

Nachdem ich im Vorhergehenden die normale Entwicklung des männlichen Pflänzchens geschildert habe, möchte ich noch zwei interessante, in meinen Kulturen aufgetretene Exemplare männlicher Stämmchen erwähnen, die nach meiner An-

sicht Rückschlagserscheinungen zeigen. Im ersten Fall besass ein männliches Pflänzchen von *Buxbaumia aphylla* zwei Antheridien (Figur 41). Diese fielen bereits im lebenden Zustand auf, da sie durch das einhüllende Blättchen hindurch-

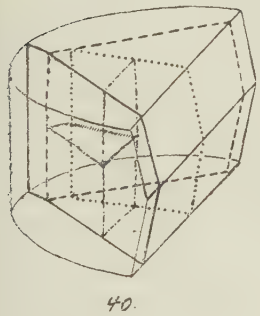
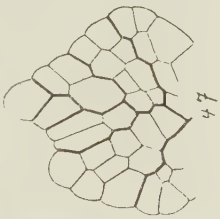
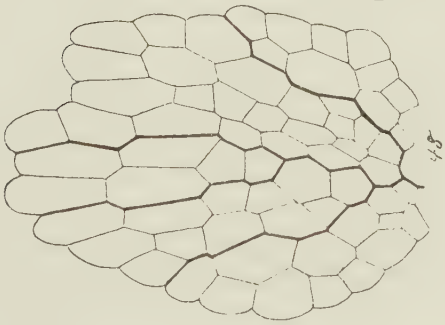


Fig. 40.
Schema der Aufteilung eines Antheridiensegments.

Fig. 43.
Weibliches Pflänzchen noch ohne Archegon.
Vergr. 325 : 1.

Fig. 44 bis 48.
Entwicklung der Blätter des weibl. Pflänzchens.
Vergr. 333 : 1.





schimmerten. Nachdem das Pflänzchen mit Haemalaun gefärbt und in Canadabalsam eingeschlossen war, wurden auch die Stiele der Antheridien sichtbar, da bei Anwendung dieser Färbemethode die Zellen des ausgewachsenen Blattes fast ungefärbt bleiben. Welcher Stelle die Antheridienstiele ent-

sprangen, war freilich nicht zu erkennen. Da dies das einzig auffindbare Exemplar mit zwei Antheridien blieb, konnte ich diese Frage auch nicht an Mikrotomschnitten lösen. Als sicher möchte ich jedoch annehmen, dass ein Mikrotomlängsschnitt durch dieses Pflänzchen etwa ein Bild zeigen würde, wie die Figur 37, die zeigt, dass das männliche Pflänzchen an der Ansatzstelle des Blättchens gelegentlich ein Stämmchen besitzt, das nicht nur einen einreihigen Faden, wie im Normalfall, sondern einen ziemlich kompakten Zellkörper darstellt. Im Fall der Figur 37 schliesse ich aus der Zellanordnung, dass das Stämmchen einer zweischneidigen Scheitelzelle seine Entwicklung verdankt. Das Pflänzchen mit den beiden Antheridien wird also so zustande gekommen sein, dass ausser der wie gewöhnlich ein Antheridium liefernden Scheitelzelle noch eine Segmentzelle des vielzelligen Stämmchens zu einem Antheridium auswuchs. Der zweite Fall, abgebildet in Figur 42, begegnete mir in meinen Kulturen mehrfach. Hier besitzt das männliche Pflänzchen zwei Blättchen. Mikrotomschnitte solcher Pflänzchen liessen erkennen, dass die Blättchen dicht übereinander am Stämmchen entspringen. Einen ähnlichen Fall, bei dem es freilich zweifelhaft blieb, ob es sich um ein Blättchen handelt, bildet Goebel (1892 Figur 3b und Figurenerklärung Seite 114) für *Buxbaumia indusiata* ab. Männliche Pflänzchen, die wie das von Goebel in seiner Figur 1 wiedergegebene Exemplar der *Buxbaumia indusiata* Rhizoiden oder rhizoidartige Fäden entwickeln, habe ich bei *Buxbaumia aphylla* nicht aufgefunden. Goebel gibt an, die Ursprungsstelle des Rhizoids seines Pflänzchens sei das Hüllblatt. Nach seiner Abbildung wäre ich sonst geneigt gewesen, zu glauben, es entspränge einer Zelle des Stämmchens, wenn es auch möglich ist, dass eine Zelle des Blättchens zum Rhizoid auswächst. Bei den Blättern weiblicher Pflänzchen tritt das nach Befruchtung des Archegons ja so häufig ein, dass man sagen möchte, es sei die Regel.

7. Das weibliche Pflänzchen[1]).

a) Entwicklung des Stämmchens.

Das Bestreben der weiblichen Pflänzchen, sich negativ-geotropisch einzustellen, bringt sie in eine für die mikroskopische Beobachtung auf dem Substrat ungünstige Lage. Dazu ist auch der Aufbau des weiblichen Stämmchens soviel komplizierter als der des männlichen, dass die Verfolgung seiner Entwicklung in der Weise wie ich sie beim männlichen Pflänzchen vornahm, keinen Erfolg versprach. Hier wurde deswegen ausschliesslich die Mikrotomtechnik angewandt. Im wesentlichen gibt bereits Goebel (1892) an Hand von vortrefflichen Abbildungen die Entwicklung des weiblichen Stämmchens wieder. Das Wachstum des Stämmchens mit dreischneidiger Scheitelzelle wurde von ihm erkannt. Wenn Goebel jedoch bei seinem Vergleich zwischen der Stammknospe von *Physcomitrium* und der des weiblichen *Buxbaumia*-Stämmchens Gewicht darauf legt, dass der Protonemazweig, der die dreischneidige Scheitelzelle des Stämmchens liefert, bei *Physcomitrium* diese gleich in der ersten Zelle anlegt, während er bei *Buxbaumia* erst einen drei- bis vierzelligen Faden liefert, in dessen Endzelle die Scheitelzelle angelegt wird, so kann ich darin kein Merkmal der Primitivität von *Buxbaumia* sehen, sondern nur eine Eigentümlichkeit der *Buxbaumiaceen*, die auch anderen Moosen nicht fehlt. Nach meinen Beobachtungen geht nämlich die Anlage der Stammknospe bei *Diphyscium foliosum* genau wie bei *Buxbaumia*

1) Die Ausdrücke: weibliches, bezw. männliches Pflänzchen sollen nicht etwa die Heterothallie (=Haplo-Dioezie) des Mooses andeuten. Ich gebrauche „Pflänzchen" für Stämmchen plus Blätter plus Archegonien (weibliches Pflänzchen) und für den fadenförmigen Träger des Blattes und des Antheridiums plus Blatt plus Antheridium (männliches Pflänzchen). Die Frage, ob Homo- oder Heterothallie vorliegt, versuchte ich experimentell durch Stecklingskulturen von Protonemastückchen, die männliche bezw. weibliche Pflänzchen trugen, und Einzelsporenkulturen zu lösen, da direkte Beobachtung darüber keinen Aufschluss gab. Leider vergeht bis zum Auftreten der ersten Pflänzchen immer ein ganzes Jahr, so dass ich die Entscheidung noch nicht sicher fällen konnte.

aus der Endzelle eines drei bis vier Zellen langen Protonemazweiges hervor, der zwar bei *Diphyscium* dem Substrat anliegt, während er sich bei *Buxbaumia* senkrecht zum Substrat aufrichtet. Dabei geben die *Diphyscium*-Stämmchen, wie mir Mikrotomschnitte zeigten, den Stämmchen der übrigen Muscineen in ihrem Aufbau nichts nach. — Ein guter Mikrotomschnitt durch das weibliche Stämmchen von *Buxbaumia*, von der Scheitelzelle bis in den Protonemafaden hinein völlig median geführt, gestattet mir eine Schilderung der Entwicklung des weiblichen Stämmchens in seiner ersten Anlage. Das geschnittene Stämmchen befand sich etwa im Entwicklungsstadium desjenigen, welches ich in Figur 43 total abgebildet habe. Die dick ausgezogenen Linien zeigen die Segmentwände der dreischneidigen Scheitelzelle. Wenn das Wachstum des jungen weiblichen Buxbaumiastämmchens mit dreischneidiger Scheitelzelle mit dem Wachstumsmodus der übrigen Laubmoose übereinstimmt, so steht doch die Aufteilung wenigstens der ersten Segmente des *Buxbaumia*-Stämmchens hinter der bei anderen Laubmoosen bisher festgestellten zurück. Freilich liegen bei anderen Laubmoosen meines Wissens keine Untersuchungen vor über die Segmentaufteilungen in so jungen Pflänzchen wie meine Figur 49 eines zeigt. Die Segmente der Scheitelzelle trennen nach der Figur 49 zunächst durch eine periphere Wand einen Blattbuckel ab. Die älteren drei Segmente zeigen dann weiterhin nur eine Aufteilung durch eine horizontale Wand. Erst das dritte (von der Scheitelzelle aus gezählt) im Schnitt sichtbare Segment zeigt eine Anordnung der Segmentaufteilungswände, wie sie bei Laubmoosen zu erwarten ist. In diesem Segment ist zunächst eine perikline, dann eine antikline Wand aufgetreten, die den acroscopen vom basiscopen Basilarteil trennt. Nach den in der Literatur vorhandenen Abbildungen junger Stämmchen anderer Laubmoose nehme ich an, dass auch bei diesen die Segmentaufteilung in der typischen Weise nicht gleich in den ersten Segmenten der dreischneidigen Scheitelzelle eintritt. Bei älteren Pflänzchen fand ich eine weitergehende Aufteilung. Gesetzmässigkeiten im Auftreten dieser Aufteilungswände

konnte ich jedoch nicht feststellen. Ältere weibliche Stämmchen entwickeln zahlreiche, rhizoidartige Fäden aus den unteren Stämmchensegmenten, genau wie andere Moose.

b) Die Blätter des weiblichen Pflänzchens.

Ebensowenig wie das Hüllblatt des männlichen Pflänzchens erlaubt ein Blättchen des weiblichen Pflänzchens in ausgewachsenem Zustand die Wachstumsart aus der Zellanordnung zu erkennen. Im Gegensatz zu Goebel (1892), der bei weiblichen Pflänzchen von *Buxbaumia indusiata* das junge Blatt durch eine mediane Wand in zwei Hälften zerlegt fand, die sich dann durch perikline und antikline Wände aufteilten, fand ich bei *Buxbaumia aphylla* an den jungen Blättern eine zweischneidige Scheitelzelle. Die Figuren 44—48 geben 5 Blättchen ein und desselben Pflänzchens wieder. Das jüngste Blättchen zeigt drei Segmente und die Scheitelzelle. Das nächstältere (Fig. 45) hat bereits sechs Segmente. Im zweiten, dritten und vierten Segment sind perikline Wände aufgetreten. Das drittjüngste, in Figur 46 dargestellte Blatt besitzt dieselbe Anzahl Segmente. Auf die perikline Aufteilungswand sind hier im zweiten, dritten und vierten Segment antikline Wände gefolgt, während das fünfte Segment nur erst durch eine perikline Wand zerlegt und das letztabgegebene Segment der Scheitelzelle noch unaufgeteilt ist. Das in Figur 47 wiedergegebene Blatt weist ein Unregelmässigwerden des Blättchens auf, wie es bei *Buxbaumia* häufig zu beobachten ist. Das dritte Segment dieses Blättchens ist durch stärkere Aufteilung durch perikline und antikline Wände so stark gewachsen, dass das Blatt in seinen Umrissen ungleich-zweizipfelig erscheint. Das älteste Blatt (Fig. 48) hat eine Aufteilung der Scheitelzelle durch perikline und antikline Wände erfahren, wie dies ja auch bei der Scheitelzelle des männlichen Blattes eintrat. Ich möchte darauf hinweisen, dass *Buxbaumia* mit der Aufteilung der Scheitelzelle des Blattes unter den Laubmoosen nicht vereinzelt dasteht. (Jongmans 1906 und Müller-Berol. C. 1924 S. 24. Fig. F.) Die Blättchen des weiblichen Pflänzchens bleiben einschichtig, wie das des männlichen. In

den Zellen des Blattes zählte ich je 5—10 relativ grosse, meist in der Nähe des Kerns befindliche Leukoplasten. Die Divergenz der Blätter beträgt fast genau $^1/_3$. An einem zwei fast reife Archegonien tragenden Stämmchen aus einer Agarkultur zählte ich 24 Blättchen. Dieses ist die beobachtete Höchstzahl, in der Regel sind an Pflanzen, die bereits Archegonien tragen, 10—15 Blättchen vorhanden. — Die Braunfärbung der Membranen des Blättchens erfolgt auch hier von der Spitze des Blattes langsam nach der Basis zu fortschreitend. An der Basis des Blattes findet noch Wachstum statt, während die Spitze bereits braun gefärbt ist. An dieser basalen Wachstumszone brechen die Blättchen beim Präparieren leicht ab. Im Mittel von 20 Messungen betrug die Grösse Archegonien tragender Pflänzchen 0,53 mm, wobei das grösste 0,58 mm, das kleinste 0,48 mm mass.

c) Die Archegonentwicklung.

Wie bei anderen Moosen bildet sich auch bei *Buxbaumia* die erste Archegonanlage durch Aufteilung der Scheitelzelle des Stämmchens. In ihr spannt sich eine perikline Wand aus, auf die in der oberen Tochterzelle dann eine schräge Wand auftrifft. Die nächste Wand wird wiederum schräg gegen die letztgebildete geneigt, wodurch eine zweischneidige Scheitelzelle entsteht. Diese gibt bei *Buxbaumia* etwa sechs oder sieben Segmente ab, die den Fuss des Archegons bilden. Darauf treten in der zweischneidigen Scheitelzelle drei gegeneinander geneigte Wände auf, die drei äussere Wandzellen und eine innere Zelle ergeben. Der Querschnitt, Figur 50a, würde etwa ein solches Stadium darstellen. In ihm sind freilich schon zwei der ursprünglichen Wandzellen gerade aufgeteilt. Auch die dritte Wandzelle erfährt noch eine Teilung in der Längsrichtung, wie der Querschnitt (Fig. 51a) durch ein älteres Archegon erkennen lässt. Die Innenzelle teilt sich nun durch eine horizontale Wand, auf die sich abermals drei Wände aufsetzen, in derselben Weise, wie bereits geschildert wurde. Ein solches Stadium stellt die Figur 50 im Längsschnitt dar. In der neuen Deckelzelle wiederholt sich der

geschilderte Vorgang. So entsteht das eigentliche Archegon bei *Buxbaumia* aus 7—8 solcher Etagen. Figur 51 lässt das noch gut erkennen, wenn auch bereits einige zur Achse des Archegons senkrechte Wände in den Wandzellen aufgetreten

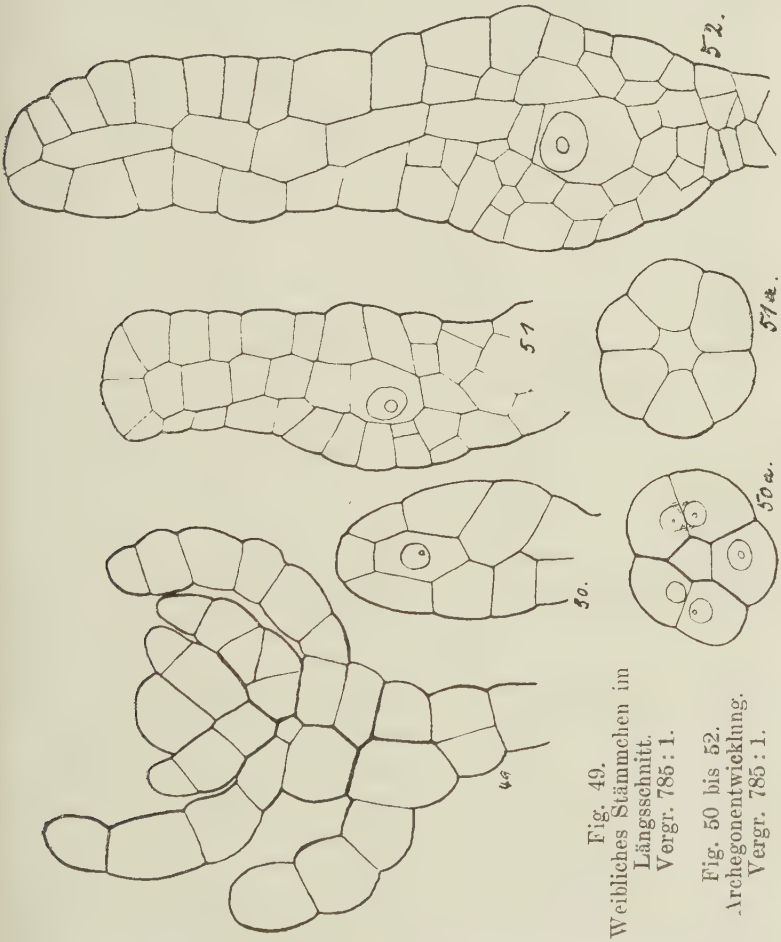


Fig. 49. Weibliches Stämmchen im Längsschnitt. Vergr. 785 : 1.

Fig. 50 bis 52. Archegonentwickelung. Vergr. 785 : 1.

sind. Die Segmente des Fusses haben in dieser Figur bereits eine starke Aufteilung erfahren. Um die Eimutterzelle herum beginnt die Wand mehrschichtig zu werden. Diese Wand hat etwa in Figur 52 ihre höchste Schichtenzahl erreicht. Die Figur 52 zeigt, dass die Eimutterzelle bereits in Bauchkanal-

zelle und Eizelle zerlegt ist. Der entsprechende Teilungsschritt wird bei anderen Laubmoosen auch für die Halskanalzellen angegeben. Bei Buxbaumia habe ich eine solche Teilung der Halszellen nicht beobachtet. In Figur 52 sind die Halskanalzellen bereits in Verschleimung begriffen. Sie zeigen gegen die in Figur 51 eine bedeutendere Streckung, die natürlich auch in den Wandzellen aufgetreten ist. Letztere haben durch horizontale Wände noch eine weitere Aufteilung erfahren. — Goebels Meinung, es käme nur ein Archegon zur Entwicklung, ist bereits von Grimme (1903) widerlegt. Grimme fand mehrere Archegonien, allerdings nur in verblühten Pflanzen. Das könnte zu der Ansicht führen, dass weitere Archegonien nur gebildet werden, wenn das erste unbefruchtet bleibt. Das ist jedoch nicht der Fall. Ich fand in der Natur weibliche Stämmchen, mit drei, vier und fünf jungen, noch nicht geöffneten Archegonien, am 7. 4. 1927 am Wannkopf. Zwischen den Archegonien stehen, worauf schon Grimme hinweist, etwa 3—4 Paraphysen. Diese sind 6—8 zellige Fäden, deren Inhalt durch die Heidenhainsche Färbung dunkler wird als der der Zellen von Archegon oder Stämmchen, vermutlich weil sie Schleim enthalten. Dass die Paraphysen Schleim absondern, konnte nicht konstatiert werden.

8. Die Frage des Saprophytismus von *Buxbaumia aphylla* und *indusiata*.

Haberlandt schliesst aus der Chlorophyllosigkeit der Blättchen, sowohl der männlichen wie der weiblichen Pflänzchen von *Buxbaumia aphylla* und *Buxbaumia indusiata*, auf eine saprophytische Lebensweise beider Moose. Mit der Erscheinung des Saprophytismus bringt er die Anastomosenbildung des Protonema in ursächlichen Zusammenhang, unter Hinweis auf das gemeinsame Auftreten beider Erscheinungen bei Pilzmyzelien. Goebel (1892) hingegen steht der Annahme des Saprophytismus skeptisch gegenüber. Das mit Chloroplasten reichlich ausgerüstete Protonema, so meint er mit Recht, sei zur Ernährung des Sporogons durchaus ausreichend zu erachten. Ich möchte dem umsomehr beipflichten,

als ich beobachtete, dass die Wand des befruchteten Archegons ebenso wie der obere Teil des Stämmchens ergrünt, wenn die Sporogonentwicklung beginnt. Diese mit Chlorophyll ausgestatteten Teile des weiblichen Pflänzchens werden zur Ernährung des jungen Sporophyten durch Assimilation beitragen, bis dieser im späteren Stadium, wie Haberlandt nachwies, selbst genügend assimiliert, um seine Entwicklung vollenden zu können. Könnte man schon aus diesen Gründen Goebel völlig zustimmen, wenn er sagt: „Für den Saprophytismus von *Buxbaumia* liegt also keinerlei Beweis vor", so steht der Gegenbeweis doch noch aus. Da die Agargallerte selbst ein Kohlehydrat ist und in ihr andere organische Stoffe z. B. Eiweissreste der Rotalgen, aus denen sie gewonnen wird, vorhanden sind, konnte ich in dem Gedeihen meines Mooses auf Agar mit anorganischer Nährlösung nicht den Gegenbeweis gegen Haberlandts Ansicht sehen. Kommen doch auf meinem Agar auch Pilze, wenn auch nur spärlich, fort. Diese beweisen damit den genügenden Nährstoffgehalt des Substrats zur Ernährung echter Saprophyten. Ich legte daher Kulturen an auf Kieselgallerte (hergestellt nach Ernst G. Pringsheim in Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 11, Teil II, 1. Hälfte, S. 398—399, unter Verwendung der Arthur Meyerschen Nährlösung). Da eine Probeplatte dieses Nährbodens in sechs Monaten trotz mehrfacher Infektion mit verschiedenen Pilzsporen nur eine ganz minimale, makroskopisch kaum wahrnehmbare Myzelentwicklung zeigte, darf ich wohl den Gehalt an organischer Substanz, die für Saprophyten ausnutzbar wäre, gleich null annehmen. Auf diesem Nährboden kamen jedoch *Buxbaumia*-Kulturen, aus Sporen und aus Protonemastecklingen erzogen, ganz prächtig zum Gedeihen. Die Kulturen sind jetzt zwölf Monate alt und zeigen keinerlei Unterschied von denen auf Agar. Für diese Versuche konnte ich auch *Buxbaumia indusiata* benutzen, das sich genau wie *Buxbaumia aphylla* verhielt. — Die erfolgreiche Kultur beider *Buxbaumien* auf Kieselgallerte mit anorganischer Nährlösung darf ich wohl als Beweis ansehen für ihre Fähigkeit, sich autotroph zu ernähren.

9. Der Ablauf des Entwicklungszyklus in der freien Natur.

Meine über vier Jahre sich erstreckenden Beobachtungen erlauben mir, ein Bild des Entwicklungszyklus von *Buxbaumia aphylla* im Freien bei Marburg zu entwerfen. Anfang Mai (nach Grimme [1903] Juni) findet die Ausstreuung der Sporen statt. Die Sporenkeimung und Protonemaentwicklung geht während der günstigen Sommermonate rasch voran. Es werden also wohl gelegentlich im selben Sommer die männlichen und weiblichen Pflanzen zur Entwicklung kommen können. Wenn ich selbst auch trotz eifrigem und häufigem Suchen in den Monaten Juni bis August keine Sexualpflänzchen in der freien Natur aufgefunden habe, so kann ich mich mit dieser Ansicht doch auf Goebel (1892) stützen, der an Protonema, das aus Ende Mai auf das natürliche Substrat ausgesäten Sporen hervorging, Mitte August desselben Jahres schon Pflänzchen erhielt. Auch verschiedene im September aufgefundene, auffallend weit in der Entwicklung zurückbefindliche Sporogone bestärkten mich in dieser Ansicht. Ich kann jedoch nicht annehmen, dass die Sporogone, die Mitte Juni etwa 1—2 mm lang waren, schon vom Protonema desselben Sommers stammten. Diese waren sicher Abkömmlinge des Protonema des Vorjahres. Bereits am 24. März fand ich die Sexualpflänzchen in reichlicher Menge, die jedoch also, da die Sporenausstreuung erst Anfang Mai stattfindet, von Protonema des Vorjahres stammen mussten. Die männlichen Pflanzen zeigten um diese Zeit zum Teil bereits weit entwickelte Antheridien, die weiblichen durchweg ein junges Archegon. Am 7. April waren die Archegonien schon weit entwickelt, kurz vor der Reife (Fig. 52). Der Zeitpunkt der Archegonreife liegt also gegen Mitte oder Ende April, somit kurz vor der Zeit, wo die Sporogone des Vorjahres ihre Sporen entlassen. Die weiblichen Stämmchen wurden teils vereinzelt, teils in Nestern von 10—12 Stück auf dem Substrat beisammensitzend angetroffen. Die Auffindung der jungen Sporogone Mitte Juni schliesst den Entwicklungszyklus, der sich also

über drei Kalenderjahre erstreckt: Anfang Mai des ersten Jahres Sporenausstreuung, im Laufe des Sommers Protonemaentwicklung, im März und April des zweiten Jahres Entwicklung der Sexualpflänzchen, während des Sommers des zweiten Jahres Entwicklung der Sporogone, die Ende April des dritten Jahres mit der Sporogonreife endet. Nach meinen Kulturerfahrungen nehme ich an, dass das Protonema auch in der Natur sich mehrere Jahre hindurch hält und Stämmchen bildet. Das ständige Wiederauftreten des Mooses an demselben Standort, das ich in vierjähriger Beobachtung feststellen konnte, dürfte so zu erklären sein.

Literatur.

1899. Correns, C.: Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena, 1899.

1927. Döpp, W.: Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer *Polypodiaceen*. Pflanzenforschung, hrsg. von Kolkwitz, R. Heft 8, Jena, 1927.

1927. Gerhardt, E.: Untersuchungen über die Vorkeimentwicklung einiger einheimischer Farne. Diss. Marburg, 1927.

1892. Goebel, K.: Die einfachste Form der Moose. (Archegoniatenstudien). Flora, **76**, Ergänzungsband z. Jahrg. 1892, 92 ff., 1892.

1897. — —: Laboratoriumsnotiz. Flora, **83**, 74 und **75**, 1897.

1898. — —: Organographie der Pflanzen I. I. Aufl. Jena, 1898. 238.

1903. Grimme, A.: Über die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. Hedwigia, **42**, 1—75. 1903.

1854. Gümbel, W. T.: Der Vorkeim. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Moospflanze. Verhandlungen der kaiserlich Leopoldinisch-Karolinischen Akademie der Naturforscher. **24**, 2. Abt., 592, 1854.

1886. Haberlandt, G.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik. **17**, 48, 1886.

1913. Janzen, P.: Die Jugendformen der Laubmoose und ihre Kultur. Berichte des Westpreussischen botanisch-zoologischen Vereins, 35. Bericht., 43, Danzig, 1913.

1921. — —: Die Blüten der Laubmoose. Hedwigia, **61**, 162—282. 1921.

1907. Jongmans, W. C.: Über Brutkörper bildende Laubmoose. Dissertation, München, 1907.

1927. Jung, R.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über *Metzgeria* und einige Farnvorkeime. Dissertation. Marburg, 1927.
1928. Laibach, F.: Über Zellfusionen bei Pilzen. Planta, Archiv f. wiss. Botanik, **5**, 340, 1928.
1868. Leitgeb, H.: Entwicklung der Antheridien bei *Fontinalis antipyretica*. Sitzungsberichte der k. Akad. d. Wiss. **58**, Abt. 1, 525, 1868.
1884. — —: Bau und Entwicklung der Sporenhäute. 90. Graz, 1884.
1868. Payer, J.: Botanique cryptogamique ou histoire des familles naturelles des plantes inférieures. Deuxième édition. Paris, 1868, 177.
1895. Limpricht, G.: Rabenhorsts Kryptogamenflora: Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Leipzig, 1895. **2**, 640.
1925. Müller-Berol., C.: In: Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Musci, Laubmoose, 2. Aufl., 1925, 1. Hälfte. **10**, Fig. F, 24.
1913. Ubisch, G. von: Sterile Mooskulturen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. **31**, 543—552, 1913.
1928. Waldmann, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einheimischer *Polypodiaceen*. Diss. Marburg, 1928.

Lebenslauf.

Ich, Karl Heinrich August Dening wurde am 4. Oktober 1897 als Sohn des Rektors August Dening und seiner Ehefrau Dorothea geb. Spangenberg in Blumenthal (Unterweser), Kreis Blumenthal geboren. Ich besitze die preussische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1904 bis Ostern 1908 besuchte ich die Volksschule meines Geburtsortes und trat alsdann in die Sexta des Realgymnasiums zu Vegesack ein. Ich verliess diese Anstalt mit dem Zeugnis der Reife im Juli 1916, um ins Heer einzutreten. Im April 1917 geriet ich verwundet in englische Kriegsgefangenschaft, aus der ich im Oktober 1919 heimkehrte. Ich trat dann als Apothekerlehrling in die Rosenapotheke zu Fähr ein. Nach abgelegter pharmazeutischer Vorprüfung verblieb ich in dieser Apotheke als Gehilfe bis Ostern 1922.

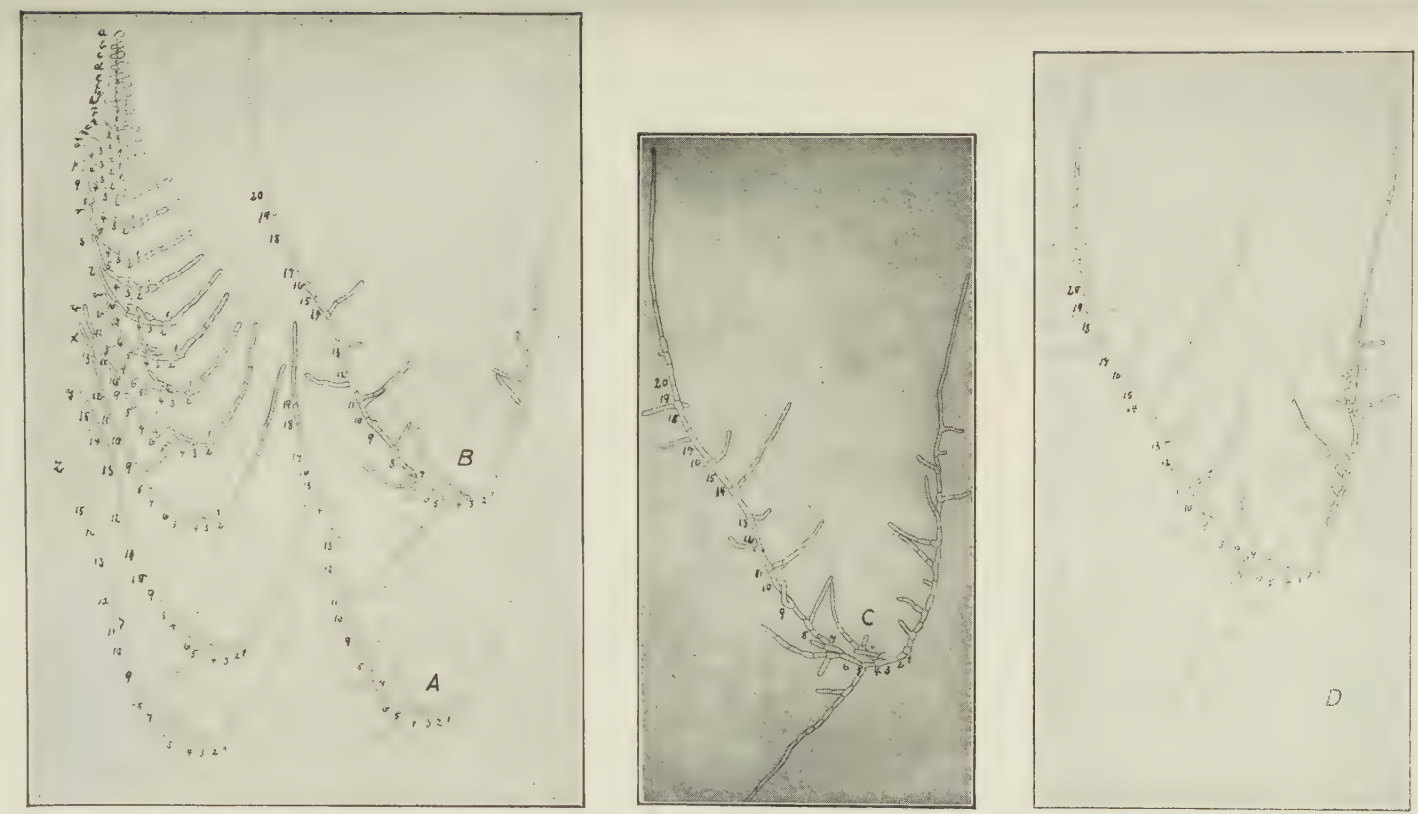
Vom Sommersemester 1922 bis zum Wintersemester 1923/24 studierte ich an der Universität Marburg Pharmazie und legte dort das Staatsexamen als Apotheker ab. Vom Sommersemester 1924 an studierte ich in Marburg Naturwissenschaften bis zum Sommersemester 1926 einschliesslich. Seitdem bin ich mit der Verwaltung einer Assistentenstelle am botanischen Institut der Universität zu Marburg beauftragt.

Das Rigorosum bestand ich am 28. November 1928. Seitdem halte ich mich in Marburg auf, wo ich weiterhin als Assistent am botanischen Institut beschäftigt bin.

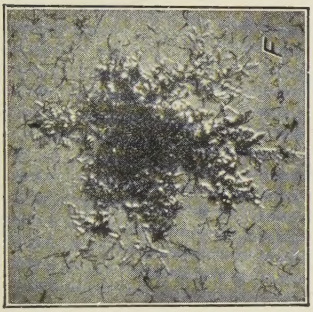
Meine akademischen Lehrer waren

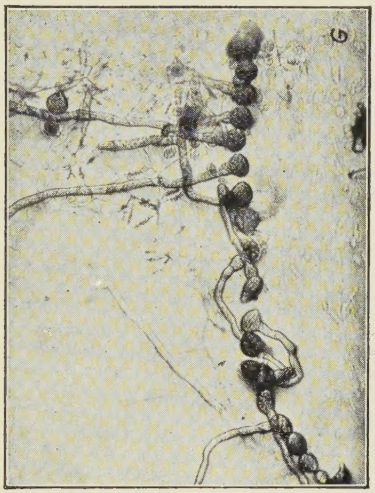
in Marburg: Prof. Dr. P. Claussen, Prof. Dr. M. Nordhausen, Geheimrat Prof. Dr. J. Gadamer, Prof. Dr. C. Schaefer.

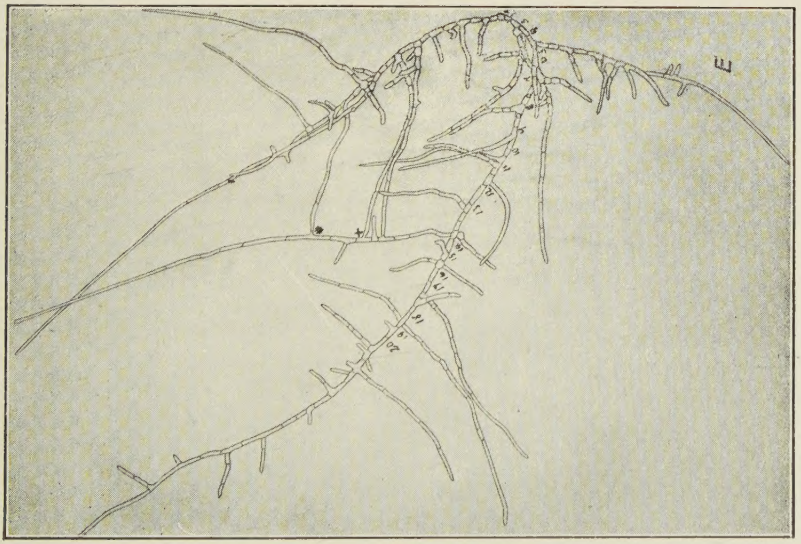
Ihnen allen, insbesondere aber Herrn Prof. Dr. P. Claussen, der mir die Anregung zu vorliegender Arbeit gab, bin ich zu aufrichtigem Dank verpflichtet.



Tafel XI. Fig. a bis z, A bis D. Entwicklung des Protonema von *Buxbaumia aphylla*. Vergr. 84 : 1.
Dening: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* (L.).







Tafel XII. Fig. E. Bildung von Anastomosen bei + und *. Vergr. 84 : 1.
Fig. F. *Buxbaumia*-Protonema, Mikrophotogramm einer $2^1/_2$ Monate alten Kultur. Vergr. 9 : 1.
Fig. G. Zerfall eines Protonemafadens in Brutzellen. Mikrophotogramm. Vergr. 150 : 1.